

Zur Zytologie eines hochspezialisierten Sebozyten am Beispiel der holokrinen Analbeuteldrüsen der Hauskatze, *Felis silvestris f. catus*

VON M. F. FLACHSBARTH und R. SCHWARZ

Anatomisches Institut, Abt. für Histologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, FRG

*Eingang des Ms. 13. 1. 1992
Annahme des Ms. 18. 2. 1992*

Abstract

The cytology of a highly specialized sebocyte, as demonstrated in the holocrine glands of anal sacs in the domestic cat, Felis silvestris f. catus

Studied seasonal changes in organell equipment of holocrine glands of anal sacs in the female domestic cat with regard to specific glandular functions in pheromone production. Similar observations from scent marking organs in other mammals are discussed. The cytological dynamics observed are particularly connected with mitochondria and the endoplasmatic reticulum and could be related to lipogenesis.

Einleitung

Bei vielen Säugetiergruppen besitzen speziell die von den Drüsenorganen der Analregion produzierten Sekrete, denen Pheromoneigenschaften zugeschrieben werden (ALBONE 1984), eine große Bedeutung für soziale Interaktionen. Zu nennen sind z. B. das Fortpflanzungs- oder Territorialverhalten (EISENBERG und KLEIMAN 1972), aber auch die Spezies-, Gruppen- und Individualerkennung (MYKYTOWYCZ 1972; STUBBE 1970). Dem Sekret der Analbeutel kann neben den genannten Funktionen auch die Aufgabe als Defensivwaffe (KRUSKA 1988), wie beim Stinktief (Mephitis mephitis) und beim Iltis (Mustela putorius), zufallen.

Bei der Hauskatze entspricht der Aufbau der Analbeutel und ihrer Drüsen dem typischen Strukturtypus von Markierungsorganen bei Karnivoren als eine Kombination spezialisierter Talg- und Schlauchdrüsen (FLACHSBARTH 1990; GORMAN und TROWBRIDGE 1989; GREER und CALHOUN 1966; KRÖLLING 1927). Beide Drüsentypen geben ihr Sekretionsprodukt über eigene Drüsengänge in die Analbeutelhöhle ab, wo das Mischsekret durch mikrobielle Tätigkeit (ALBONE und EGLINTON 1974) zum reifen Analbeutelsekret modifiziert wird. Dieses kann mittels Kontraktion der den Analbeutel umgebenden Abspaltung des M. sphincter ani externus (MARTIN et al. 1974) willkürlich über den Analbeutelgang, der in der Zona cutanea ani mündet, auf die Körperoberfläche abgegeben werden.

Die holokrinen und die apokrinen Drüsen des Analbeutels der Katze lassen im Jahresverlauf strukturelle Veränderungen erkennen, die dem jahreszeitlichen Reproduktionszyklus dieser Tiere zugeordnet sind. Bei der weiblichen Katze ist zudem in der Gravidität eine charakteristische Strukturänderung der Analbeuteldrüsen zu beobachten (FLACHSBARTH et al. 1992a). In der vorliegenden Arbeit soll ausschließlich über die Ultramorphologie der holokrinen Analbeuteldrüsenzellen weiblicher, unkastrierter, nicht trächtiger Katzen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Funktion als hochspezialisierte Sebozyten berichtet werden. Die Morphologie der apokrinen Analbeuteldrüsen wird an anderer Stelle vorgestellt (FLACHSBARTH et al. 1992b).

Material und Methode

Das Probenmaterial entstammt zu euthanasierenden Patienten oder Versuchstieren tierärztlicher Einrichtungen. Es sind sieben unkastrierte, nicht trüchtige weibliche Katzen aus den Monaten Januar, Februar, April, Mai, August, Oktober und Dezember untersucht worden.

Die unmittelbar nach Eintritt des Todes exstirpierten Analbeutel wurden für die elektronenmikroskopische Präparation in einem Gemisch nach KARNOVSKY (1965) bei 4 °C für mindestens 24 h fixiert, in 1%iger Osmiumtetroxidlösung nachfixiert, über Ethanol dehydriert und in Epon 812 (Serva) eingebettet. Die lichtmikroskopische Vororientierung erfolgte an mit Toluidin-Blau gefärbten 0,5 bis 1,0 µm dicken Semidünnschnitten; die 60 bis 100 nm dicken Ultradünnschnitte wurden mit Uranylazetat und Bleizitrat (VENABLE und COGGESHALL 1965) kontrastiert und mit einem Zeiss EM 10 bei 60 kV ausgewertet.

Für den allgemeinen Nachweis von Lipiden wurden von in 4%igem neutralem Formalin mit 2,5%igem Kalziumzusatz (LILLIE und FULLMER 1976) bei 4 °C für mindestens 24 h fixierten Proben Kryostatschnitte hergestellt. Ihre Färbung erfolgte mit gesättigter Sudan-Schwarz-B-Lösung in 70%igem Ethanol bei 4 °C nach BARKA und ANDERSON (1963) mit Kontrollen an azetonbehandeltem Material. Zum Nachweis von Phospholipiden und Cholesterol wurde zusätzlich eine vorausgehende lipidstabilisierende Bromierung durch Inkubation in 2,5%igem wäßrigen Brom und Spülung mit 0,5%igem Natriumdisulfat (BAYLISS-HIGH 1981), ebenfalls mit Kontrollen an azetonbehandeltem Material, vorgenommen.

Ergebnisse

Bei den holokrinen Analbeuteldrüsen handelt es sich um zusammengesetzte verzweigt-azinöse Drüsen, deren Azini periphere Rand- und zentrale Binnenzellen enthalten. Aufgrund der morphologisch erkennbaren Sekretionsaktivität sowie von Vorgängen des Drüsenauf- und -abbaues können die holokrinen Drüsen den Stadien der ansteigenden Sekretion im Frühjahr, der Hauptsekretion mit je einem Sekretionsmaximum im Früh- und Spätsommer und der abklingenden Sekretion im Herbst und Winter zugeordnet werden.

Die Drüsenmorphologie im Stadium der ansteigenden Sekretion und im Übergang zum Stadium der Hauptsekretion

Der Drüsenaufbau im Frühjahr nimmt seinen Ausgang von den Basalzellen des Drüsenangepithels, die Zellknospen (Abb. 1), als Vorläufer der Drüsenazini, in das grundsubstanzreiche interstitielle Bindegewebe vorschieben. Die so entstandenen Zellen besitzen anfangs nur ein saumartiges Zytoplasma mit zarten, gegen die Basalmembran gerichteten Ausläufern (Abb. 2). Die zunächst stark aufgefaltete Zellmembran glättet sich mit zunehmender Zellgröße und bildet gegenüber der Basalmembran Hemidesmosomen, zu den Nachbarzellen Desmosomen aus. Massive Filamentbündel verlaufen parallel zum Kern; mit zunehmendem Zellwachstum verteilen sie sich als zarte Fädchen über das ganze Zytoplasma. Dieses ist reich an Glykogenschollen sowie Ribosomen; sekretorisch bedeutungsvolle Organellen wie glattes und rauhes Endoplasmatisches Retikulum (ER) oder der Golgiapparat sind nur spärlich ausgeprägt. Entsprechend sind auch osmiophile Sekretgranula nur selten zu finden. Ihr hoher Lipidgehalt ist durch eine intensive Schwärzung nach Sudan-Schwarz-B-Färbung deutlich nachweisbar; mit vorausgehender Bromierung erhöht sich ihre Anfärbbarkeit noch. Die polymorphen Mitochondrien lassen sich dem Crista-Typ zuordnen (Abb. 2). Die Zellkerne sind euchromatinreich mit einem oft randständigen oder doppelten Nukleolus; z. T. lassen sich Mitosefiguren beobachten.

Zur Sekretproduktion übergehende Zellen kennzeichnet eine veränderte Organellenausstattung. Rauhes ER ist als lokal geringfügig dilatiertes, weit verzweigtes Netzwerk anzutreffen. Es bildet zudem aus vielen konzentrisch gelagerten Röhren wirbelartige Strukturen (Abb. 3) aus. Kleine Gebilde dieser Art weisen zentral zahlreiche Ribosomen auf, die aber auch im übrigen Zytoplasma neben Polyribosomen in großen Mengen zu

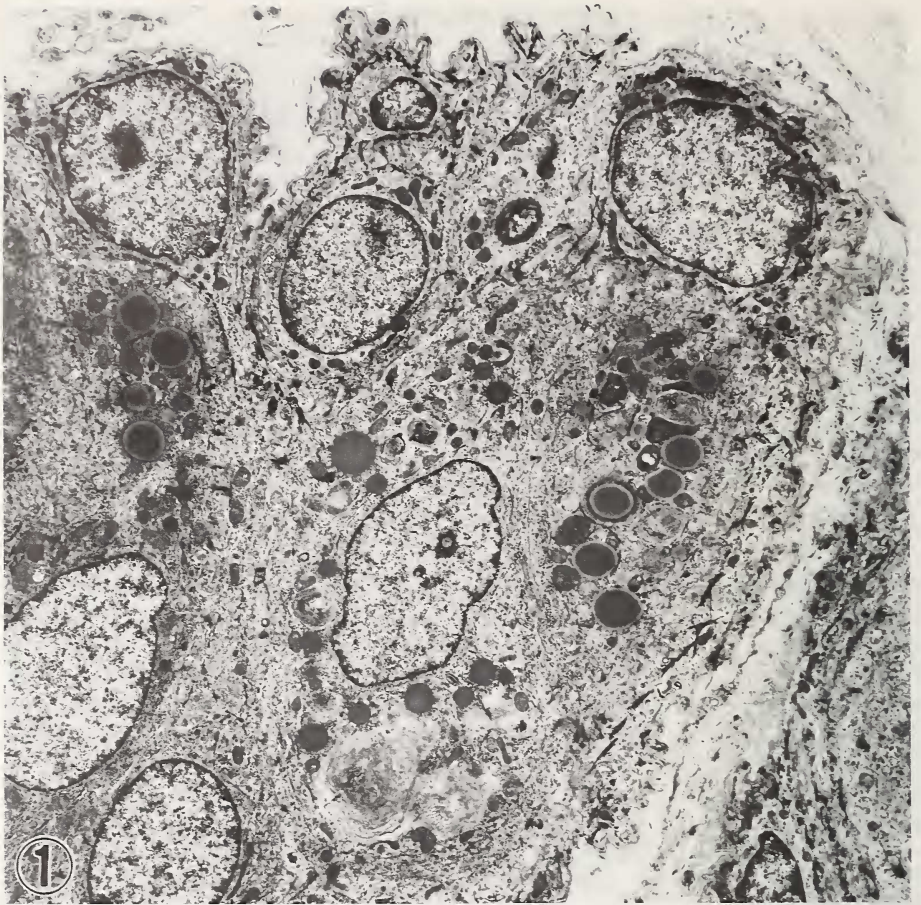


Abb. 1. Ausbildung von Zellknospen im Stadium der ansteigenden Sekretion (Vergrößerung 4000fach)

finden sind. Einige Wirbelformationen sind kombiniert aus rauhem und glattem ER aufgebaut; vorwiegend aus glattem ER bestehende Strukturen können ein vesikelartig gekammertes Zentrum aufweisen (Abb. 3). Die Masse dieser Organelle verteilt sich jedoch in Form von Vesikeln, die strukturell denen des wohl ausgebildeten Golgiapparates gleichen, über das gesamte Zytoplasma. Die zahlreichen, polymorphen Mitochondrien haben eine sehr dichte Matrix, die eine sichere Klassifizierung in Crista- oder Tubulustyp nicht immer zuläßt (Abb. 4); das Auftreten des letzteren häuft sich jedoch bei zunehmendem Gehalt der Zellen an Sekretgranula. Diese erreichen zunächst die halbe bis dreifache Größe der Mitochondrien, zu denen sie oft eine enge Lagebeziehung zeigen. Die Mitochondrien schmiegen sich halbmondförmig und z.T. in diese übergehend um die Lipidtröpfchen (Abb. 5). Einige von ihnen scheinen von einer membranähnlichen Abgrenzung umgeben zu sein (Abb. 5): ein Eindruck, der durch das sternförmig auf sie zulaufende und um sie einen feinkörnigen Kranz bildende rauhe ER (Abb. 4) unterstützt wird. Die Sekretgranula können, als vermutlich eine Möglichkeit ihres Wachstums, konfluieren, jedoch nicht unkontrolliert. Prall mit Sekretionsprodukt gefüllte Zellen schmelzen im Sinne holokriner Sekretion ein.

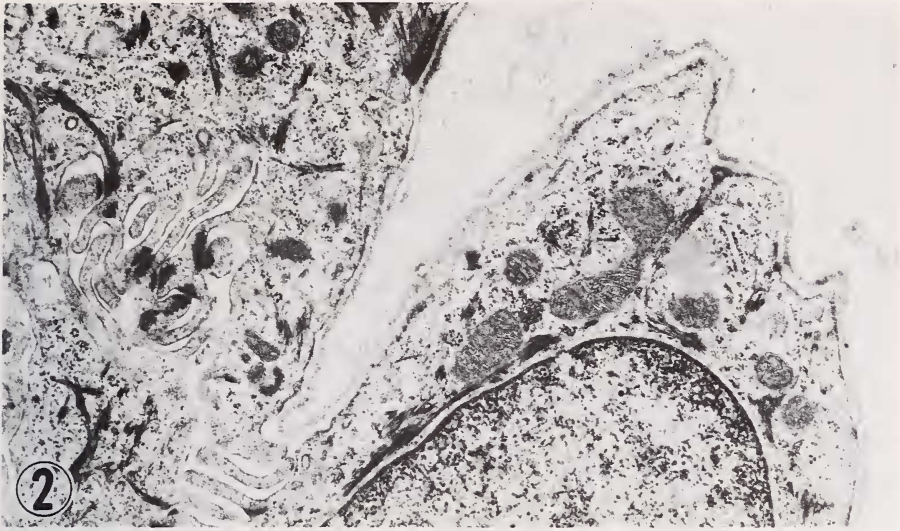


Abb. 2. Randzelle einer Zellknospe mit Mitochondrien vom Crista-Typ (Vergrößerung 18 000fach)

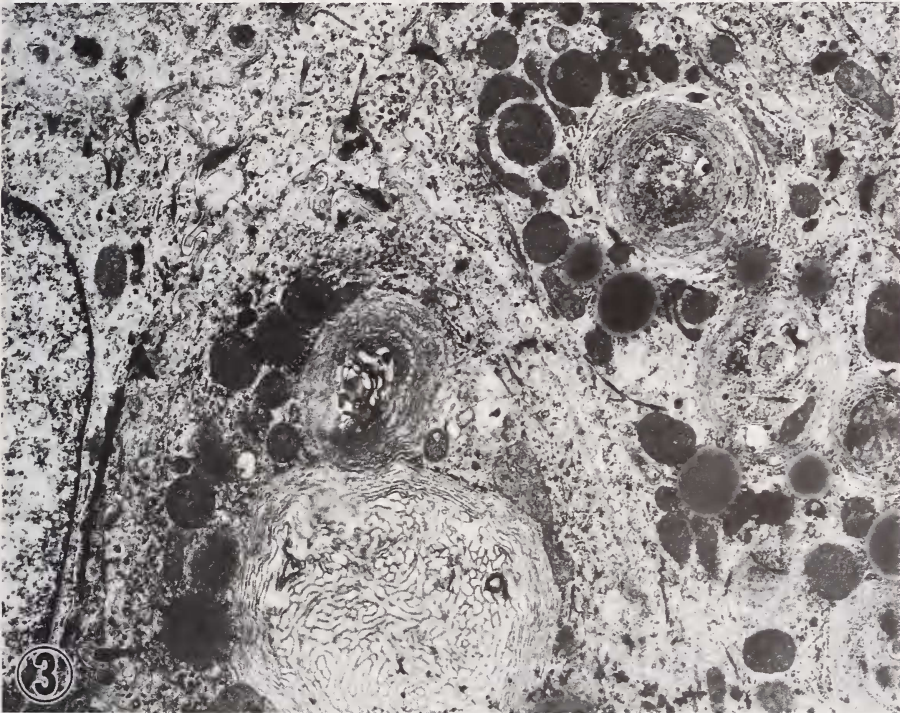


Abb. 3. Sekret bildende Drüsenzellen im Stadium der ansteigenden Sekretion mit spiralig angeordnetem ER (Vergrößerung 10 000fach)

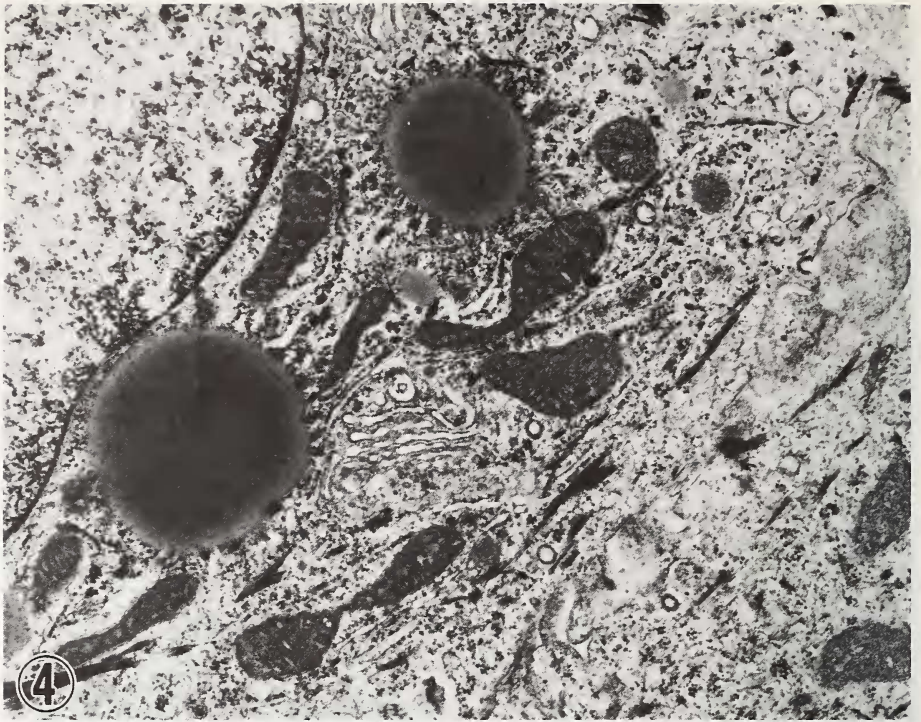


Abb. 4. Sekret bildende Drüsenzelle im Stadium der ansteigenden Sekretion mit sternförmig auf die Sekretgranula zulaufendem rauhen ER und nicht eindeutig typisierbaren Mitochondrien (Vergrößerung 19 500fach)

Die Drüsenmorphologie im Stadium der Hauptsekretion und im Übergang zum Stadium der abklingenden Sekretion

Bei Erreichen des ersten Sekretionsmaximums zeigt sich wiederum eine Modifikation der Ultrastruktur des Drüsenepithels. Das Zytoplasma der Drüsenzellen wird auch elektrooptisch undurchdringlich dicht; nur wie ins Zytoplasma eingestreut wirkende Desmosomen markieren den Verlauf der Zellgrenzen. Sekretorisch bedeutsame Organellen sind drastisch reduziert, vom rauhen ER sind nur noch einige kurze Abschnitte erkennbar. Die Größe der Sekretgranula hat auf das zehnfache bis zwanzigfache der durchschnittlichen Mitochondriengröße zugenommen. Die sehr dichte Matrix der zahlreichen, polymorphen Mitochondrien erschwert ihre Typisierung; es überwiegen jedoch Tubuli. In der Nähe von Lipidtröpfchen scheinen die Mitochondrien zu kondensieren, sie werden kleiner und dichter und besitzen z. T. osmiophile Einschlüsse.

Im Spätsommer zeigen die holokrinen Analbeuteldrüsen neben einem zweiten, kleineren Sekretionspeak auch Anzeichen der Drüsenrückbildung, was sich in ihrer Zytologie dokumentiert. Die Zellen weisen eine von der Azinusperipherie zum Zentrum hin deutlich zunehmende Dichte ihres Zytoplasmas auf (Abb. 6), die solche mit dichtem, weniger dichtem und transparentem Zytoplasma unterscheidbar macht und mit dem Differenzierungsgrad der Zellen positiv korreliert ist. Die unterschiedlichen Zytoplasmadichten lassen die Zellkonturen deutlich erkennbar werden. In den zentral gelegenen Binnenzellen entsprechen rauhes und glattes ER sowie der Golgiapparat der im Frühjahr beschriebenen Situation, nur ihre Ausprägung ist geringer. In den Zellen mit weniger dichtem Zyto-

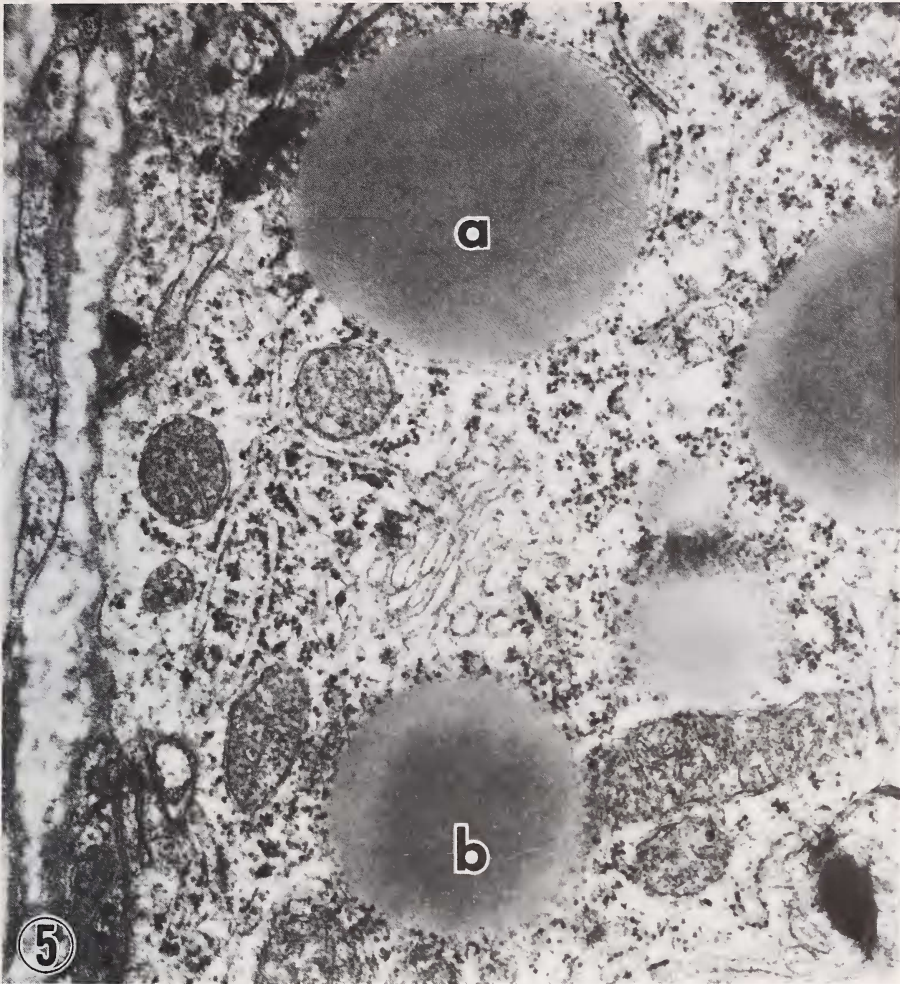


Abb. 5. a-Lipidtröpfchen von Doppelmembranen des ER zirkulär umgeben; b-Lipidtröpfchen sternförmig von rauhem ER umgeben und in unmittelbarer Nähe zu einem Mitochondrium vom Tubulustyp (Vergrößerung 62 500fach)

plasma besitzen die wirbelartigen Strukturen z.T. keine Membransysteme (Abb. 7), sondern zeichnen sich als konzentrische Anordnungen von Ribosomen ab, die auch im übrigen Zytoplasma zahlreich vertreten sind. In den Azinusrandzellen finden sich nur vereinzelt längere Schläuche des rauhen und kurze Tubuli des glatten ER sowie einige Strukturen des Golgisystems. Die von diesen Organellen abstammenden und nur in den zentralen Zellen noch häufiger auftretenden Vesikel sind vermehrt mit feingranulärem Inhalt gefüllt. Die Mitochondrien weisen in den Zentralzellen sowohl Cristae als auch Tubuli auf; Azinusrandzellen besitzen ausschließlich Mitochondrien vom Crista-Typ. Unregelmäßig konfluierende, mit einer wenig elektronendichten Substanz gefüllte Räume, in denen kondensierte Membrananteile liegen können, fallen häufiger in den zentralen Zellen auf (Abb. 6). Diese besitzen auch die meisten Sekretgranula, die jedoch im Vergleich zum ersten Sekretionsmaximum in Anzahl und Größe deutlich abgenommen haben.

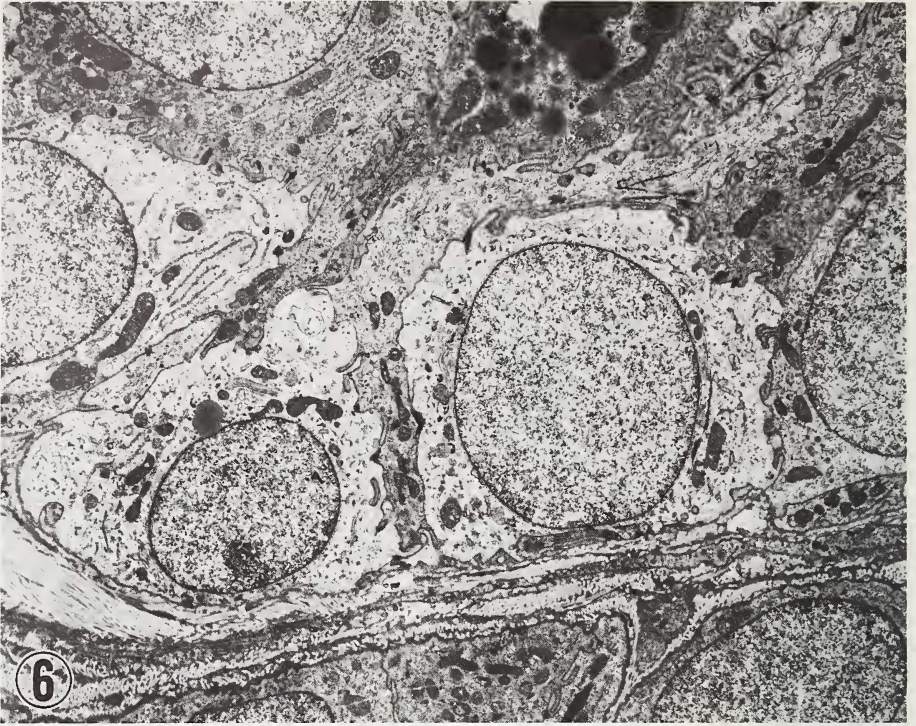


Abb. 6. Drüsenazinus im Stadium der abklingenden Sekretion, von peripher nach zentral zunehmende Dichte des Zytoplasmas (Vergrößerung 5000fach)

Letztgenannte Charakteristika der Sekretgranula nehmen in den peripheren Azinuszellen stark ab; die Randzellen zeigen nur sehr selten kleine Sekretgranula. Einige dieser Zellen scheinen zu verdämmern: ihr Zytoplasma wird durchscheinend, der Kern schrumpft und bekommt eine ungleichmäßige Kontur und die Zellen verschwinden, ohne daß ein holokriner Einschmelzungsprozeß oder eine Nekrose beobachtet werden könnte.

Diskussion

Die Zellen der holokrinen Analbeuteldrüse der Katze sind als hochaktive, spezialisierte Sebozyten anzusprechen. Ihre Zytologie erfährt unter dem Einfluß des Zeitpunktes der Probennahme und des Reproduktionsstatus des untersuchten Tieres große Änderungen, die das unterschiedliche und aus ihrer Funktion als Pheromonproduzenten (ALBONE 1984) bedingte Aktivitätsniveau widerspiegeln.

Ihre konstante Ausstattung mit reichlich Ribosomen und Polyribosomen gewährleistet zu jedem Zeitpunkt die Versorgung der hochaktiven Zellen mit zellinternen verbleibenden Substanzen, z. B. Enzymen.

Beispielhaft für die funktionell bedingten Änderungen der Morphologie sind die Mitochondrien zu nennen. In den Basalzellen des Drüsengangepithels sowie in aus diesen hervorgegangenen jungen Azini sind vielgestaltige Mitochondrien vom Crista-Typ vorhanden. Mit Einsetzen der Sekretproduktion zeigen die Mitochondrien eine verdichtete Matrix und zunehmendes Auftreten tubulärer Innenstrukturen. Eine eindeutige Typisierung ist deshalb, ebenso wie bei den von KAYANJA und SCHLIEMANN (1981) für die

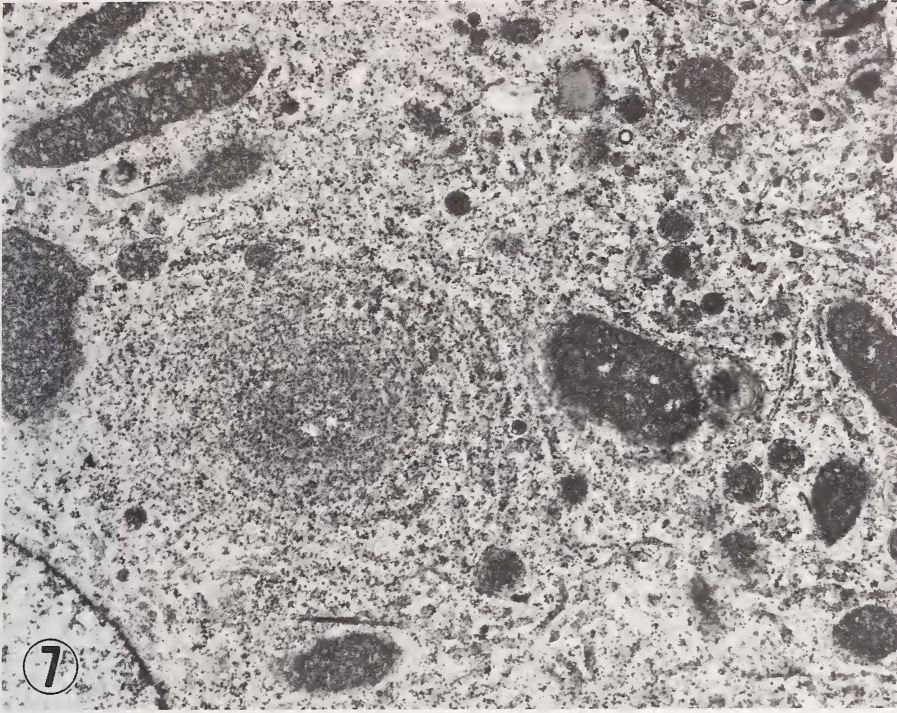


Abb. 7. Ausschnitt einer zentralen Drüsenzelle im Stadium der abklingenden Sekretion mit wirbelartig gelagerten Ribosomen, Mitochondrien nicht eindeutig typisierbar (Vergrößerung 10 000fach)

holokrinen Analbeuteldrüsen der Großfleck-Ginsterkatze (*Genetta tigrina*) beschriebenen Befunde, nicht mehr möglich. Die Mitochondrien vom Tubulus-Typ, die zur Zeit des ersten Sekretionsmaximums am zahlreichsten vorhanden sind, mögen auf eine Beteiligung dieser Zellen am Steroidstoffwechsel hinweisen (GHADIALLY 1988). Die Produktion von Steroidderivaten, die als mögliche Pheromone diskutiert werden (ALBONE 1977), verläuft demnach weitgehend parallel zum disaisonalen Fortpflanzungszyklus der Hauskatze (STRAUSS 1986).

Auch die direkt an der Sekretbereitung beteiligten Organellen wie glattes und rauhes ER und der Golgiapparat zeigen ihre größte Ausprägung und Aktivität im späten Frühjahr bzw. Frühsommer. Das ER liegt, wie auch von KAYANJA und SCHLIEMANN (1981) für die holokrinen Analbeuteldrüsen der Großfleck-Ginsterkatze (*Genetta tigrina*) beschrieben, in wirbelartiger Anordnung vor, die von anderen Autoren (GASSE und PEUKERT-ADAM 1985; GHADIALLY 1988) in unterschiedlichen, hochaktiven Zellen als Aktivitätshypertrophie interpretiert wird.

Primäre Lysosomen konnten aufgrund ihrer unscheinbaren Morphologie nicht aus der Gruppe der Vesikel-Strukturen differenziert werden. Die Notwendigkeit ihres Vorhandenseins für die Zytolyse im Rahmen der holokrinen Sekretion wird jedoch von BRANDES und BERTINI (1965) hervorgehoben. Peroxisomen, die in modifizierten Talgdrüsenorganen regelmäßig gezeigt werden konnten (GORGAS und VÖLKL 1984; GORGAS und ZAAR 1984; ZAAR und GORGAS 1985), ließen sich hier ohne histochemische Untersuchungstechniken ebenfalls nicht darstellen.

Das vornehmliche Sekretionsprodukt der holokrinen Analbeuteldrüsen stellt sich in Form der beschriebenen Sekretgranula dar. Mittels der Sudan-Schwarz-B-Färbung läßt

sich ihr hoher Lipidgehalt nachweisen; eine Intensivierung der Anfärbbarkeit nach einer Behandlung mit Brom spricht für das Vorkommen von Cholesterolabkömmlingen (BAYLISS-HIGH 1981). Die genaue Lokalisation der Lipogenese in der Zelle ist umstritten und steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Frage nach einer das fettige Zellprodukt umgebenden Membran. KLEINIG und SITTE (1986) bezeichnen Fetttröpfchen, die am ER entstehen und sich mit einer elektronendichten Schicht amphiphiler Moleküle, einer half-unit-membrane, umgeben, als Oleosomen. JENKINSON et al. (1985) zeigen in Hauttalgdrüsen das Entstehen von Fettsubstanzen am glatten ER, das Fetttröpfchen hufeisenförmig umgeben und so eine Membran vortäuschen kann. Für NIIZUMA (1981) entstehen membranumgebene Lipide im Golgiapparat reifender Zellen in menschlichen Talgdrüsen. Unter Beteiligung des glatten ER konfluieren die Tröpfchen, die ursprüngliche Membran geht verloren. Lipogenese durch mitochondriale Enzyme und nachfolgende Umwandlung von Mitochondrien in Fetttröpfchen wird von JENKINSON et al. (1979) in apokrinen Hautdrüsen von Rindern, von GHADIALLY (1988) im Herzmuskel des Rindes und von ATOJI et al. (1989a) in der Präputialdrüse des japanischen Seraus (*Capricornis crispus*) beschrieben. In den Infraorbitaldrüsen derselben Tierart wird die Lipogenese den Mitochondrien sowie dem glatten und rauhen ER zugeordnet (ATOJI et al. 1989b). In den holokrinen Analbeuteldrüsen der Hauskatze scheinen einige Lipidgranula frei im Zytoplasma zu liegen; andere, besonders in unmittelbarer Nähe von Mitochondrien oder des rauhen ER, sind scheinbar von einer Membran umgeben. Es ist denkbar, daß Fettsubstanzen alternativ von verschiedenen Organellen erstellt werden können. Die holokrinen Analbeuteldrüsen der Katze, besonders im Stadium der ansteigenden Sekretion, könnten sich daher für weitere Untersuchungen zur Lipogenese anbieten.

Die Zellkerne der Drüsenzellen imponieren durch ihren Euchromatinreichtum, der in Verbindung mit den ausgeprägten Nucleoli für große Kernaktivität spricht. Die Lokalisation der Kernkörperchen am Kernrand ist nach GHADIALLY (1988) ebenfalls als Aktivitätsmerkmal zu werten. Der hohe Euchromatingehalt unterscheidet diese holokrinen Zellen von den Talgdrüsenzellen der allgemeinen Körperdecke, deren Kerne einen größeren Anteil von Heterochromatin aufweisen (JENKINSON et al. 1985).

Die Hauskatze (*Felis silvestris* f. *catus*) zeigt im Vergleich zu ihrer Stammform, der Falbkatze (*Felis silvestris libica*), eine für die Haustiere typische Steigerung der Fertilität (HAASE 1985; HERRE und RÖHRS 1990) mit einem zweiten Fortpflanzungszeitraum im Spätsommer (STRAUSS 1986). Zu diesem parallel verläuft ein zweites Sekretionsmaximum der holokrinen Analbeuteldrüsen, allerdings wesentlich moderater als das erste (FLACHSBARTH 1990). Während die Tubulusstruktur der Mitochondrien der zentralen Binnenzellen auch eine forcierte Sekretionsaktivität von Cholesterolabkömmlingen vermuten läßt, so weist der Crista-Typ der Mitochondrien in den zum Azinusrand orientierten Binnenzellen sowie den Randzellen auf eine verzögerte oder ausbleibende Zelldifferenzierung und herabgesetzte Sekretionstätigkeit hin. Auch die kleiner bleibenden Wirbelstrukturen des ER bzw. die fehlende Ausbildung von Tubulusstrukturen in ihnen sowie die herabgesetzte Anzahl von Golgikomplexen deuten auf eine verminderte Zellaktivität hin. Insgesamt lassen das teilweise Ausbleiben der Zelldifferenzierung bzw. das Verdämmern der Randzellen eine drastische Reduzierung der Sekretionstätigkeit erkennen.

Die holokrinen Analbeuteldrüsen der Hauskatze zeigen somit Charakteristika, die in verschiedenster Kombination als typische Eigenschaften bei Markierungsorganen von Säugetieren gefunden werden können: Sie weisen eine deutliche Saisonalität auf, die sich an den Zeiten sexueller Aktivität der Tiere orientiert (BAKER 1988; JOHNSON 1973). Ihre Sekretionsintensität wird außerdem durch Reproduktionsstatus und Geschlecht maßgeblich beeinflusst (FLACHSBARTH 1990; JOHNSTON 1983; KODERA et al. 1982; STARCK und PODUSCHKA 1982). Der sekretionsfördernde Einfluß von Androgenen auf Talgdrüsen ist dabei unbestritten (EBLING 1974; LUDERSCHMIDT 1985). Die Beteiligung weiblicher Geschlechtshormone an der Steuerung modifizierter Sebozyten in hochspezialisierten

Duftdrüsenorganen wird jedoch diskutiert (ATOJI et al. 1989a; HEYMANN et al. 1989; KODERA et al. 1982). Die holokrinen Analbeuteldrüsen der Katze sind nach unseren Untersuchungen – anders als von BECKER (1991) dargestellt – nicht als ausschließlich androgengesteuerte Drüsen anzusprechen.

Das Sekretionsprodukt der holokrinen Analbeuteldrüsen wird durch das der apokrinen Drüsen und die abschilfernden Massen des Analbeutelepithels zum vollständigen Mischsekret komplettiert (ALBONE 1984). Dabei dürfte die stark fetthaltige Komponente der holokrinen Drüsen für eine recht lange Haftdauer des zur territorialen Markierung genutzten Sekretes sorgen, während die leichter flüchtige Komponente aus den apokrinen Drüsen eine Kurzzeitinformation liefert, die über die Luft schnell im Umkreis verteilt wird (GORMAN und TROWBRIDGE 1989). Die dem Analbeutel eigene Mikroflora und -fauna mag über ihre spezielle Zusammensetzung Individuen (GORMAN et al. 1974) oder zumindest Angehörige verschiedener Tiergruppen (MYKYTOWYCZ 1970) voneinander unterscheidbar machen.

Zusammenfassung

Die sich saisonal ändernde Organellenausstattung der Sebozyten holokriner Analbeuteldrüsen von weiblichen Hauskatzen wird aufgezeigt und im Hinblick auf die Funktion dieser Drüsen als Pheromonproduzenten diskutiert. Dabei wird auf parallele Erscheinungen bei diversen Markierungsorganen von Säugetieren hingewiesen. Die der zytologischen Dynamik besonders stark unterworfenen Organellen (Mitochondrien und Endoplasmatisches Retikulum) werden hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Lipogenese hinterfragt.

Literatur

- ALBONE, E. S. (1977): Ecology of mammals – a new focus for chemical research. *Chemistry in Britain* 13, 92–100.
- ALBONE, E. S. (1984): *Mammalian semiochemistry. The Investigation of Chemical Signals Between Mammals*. New York, Chichester: Wiley.
- ALBONE, E. S.; EGLINTON, G. (1974): The anal sac secretion of the red fox (*Vulpes vulpes*); its chemistry and microbiology. A comparison with the anal sac secretion of the lion (*Panthera leo*). *Life Sci.* 14, 387–400.
- ATOJI, Y.; SUZUKI, Y.; SUGIMURA, M. (1989a): The preputial gland of the Japanese serow *Capricornis crispus*; ultrastructure and lectin histochemistry. *Acta anat.* 134, 245–252.
- ATOJI, Y.; SUGIMURA, M.; SUZUKI, Y. (1989b): Sebaceous glands of the infraorbital gland of the Japanese serow *Capricornis crispus*. *J. submicrosc. Cytol. Pathol.* 21, 375–383.
- BAKER, C. M. (1988): Scent marking behaviour in captive Water mongooses (*Atilax paludinosus*). *Z. Säugetierkunde* 53, 358–364.
- BARKA, T.; ANDERSON, P. J. (1963): *Histochemistry. Theory, Practice and Bibliography*. New York: Harper and Row.
- BAYLISS-HIGH, O. B. (1981): The histochemical versatility of Sudan Black B. *Acta histochem., Suppl.* 24, 247–255.
- BECKER, K. (1991): Untersuchungen zur Entwicklung und Struktur des Analbeutels der Katze (*Felis catus*) unter Berücksichtigung seiner Funktion und phylogenetischen Stellung als Hautduftorgan. Diss. Freie Univ., Berlin.
- BRANDES, B.; BERTINI, F. (1965): Role of lysosomes in cellular lytic process. II. Cell death during holocrine secretion in sebaceous glands. *Exp. Molecul. Pathol.* 4, 245–265.
- EBLING, F. J. (1974): Hormonal control and methods of measuring sebaceous gland activity. *J. Investig. Dermatol.* 62, 161–171.
- EISENBERG, J. F.; KLEIMAN, D. G. (1972): Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3, 1–32.
- FLACHSBARTH, M. (1990): Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Analbeutels und seiner Drüsen bei der Hauskatze, *Felis silvestris* f. *catus*. Diss. Tierärztl. Hochsch., Hannover.
- FLACHSBARTH, M. F.; SCHWARZ, R.; GERISCH, D. (1992a): Die Analbeutel der Hauskatze. Ein Beitrag zur funktionellen Morphologie eines Chemokommunikationsorgans. *Kleintier. Prax.* (im Druck).
- FLACHSBARTH, M. F.; MEYER, W.; SCHWARZ, R. (1992b): Zur funktionellen Zytologie apokriner Analbeuteldrüsen der Hauskatze, *Felis silvestris* f. *catus*. *Acta anat.* (im Druck).
- GASSE, H.; PEUKERT-ADAM, I. (1985): Ultrastrukturuntersuchungen am bovinen Trächtigkeitsgelbkörper im Hinblick auf eine mögliche Relaxin- und Oxytocinsekretion der Luteinzellen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 99, 593–602.
- GHADIALY, F. N. (1988): *Ultrastructural Pathology of the Cell and Matrix*. 3. Aufl. London, Boston: Butterworth.

- GORGAS, K.; VÖLKL, A. (1984): Peroxisomes in sebaceous glands. VI. Aggregates of tubular peroxisomes in the mouse Meibomian gland. *Histochem. J.* 16, 1079–1098.
- GORGAS, K.; ZAAR, K. (1984): Peroxisomes in sebaceous glands. III. Morphological similarities of peroxisomes with smooth endoplasmatic reticulum and Golgi stacks in the circumanal gland of the dog. *Anat. Embryol.* 169, 9–20.
- GORMAN, M. L.; NEDWELL, D. B.; SMITH, R. M. (1974): An analysis of the contents of the anal scent pockets of *Herpestes auro-punctatus* (Carnivora: Viverridae). *J. Zool., London* 172, 389–399.
- GORMAN, M. L.; TROWBRIDGE, J. B. (1989): The role of odor in social lives in carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Ed. by J. L. GITTLEMAN. London: Chapman and Hall. Pp. 57–88.
- GREER, M. B.; CALHOUN, M. L. (1966): Anal sacs of the cat (*Felis domesticus*). *Am. J. vet. Res.* 27, 773–783.
- HAASE, E. (1985): Domestikation und Biorhythmik – Implikationen für den Tierschutz. *Natur und Landschaft* 60, 297–302.
- HERRE, W.; RÖHRS, M. (1990): *Haustiere – zoologisch gesehen*. 2. Aufl. Stuttgart, New York: G. Fischer.
- HEYMANN, E. W.; ZELLER, U.; SCHWIBBE, M. H. (1989): Muzzle rubbing in the moustached tamarin (*Sauninus mystax*) (Primates: Callitrichidae) – behavioural and histological aspects. *Z. Säugetierkunde* 54, 265–336.
- JENKINSON, D. McEWAN; ELDER, H. Y.; MONTGOMERY, I.; MOSS, V. A. (1985): Comparative studies of the ultrastructure of the sebaceous gland. *Tiss. Cell* 17, 683–698.
- JENKINSON, D. McEWAN; MONTGOMERY, I.; ELDER, H. Y. (1979): The ultrastructure of the sweat glands of the ox, sheep, and goat during sweating and recovery. *J. anat.* 129, 117–140.
- JOHNSON, R. P. (1973): Scent marking in mammals. *Anim. Behav.* 21, 521–535.
- JOHNSTON, R. E. (1983): Chemical signals and reproductive behavior. In: *Pheromones and Reproduction in Mammals*. Ed. by J. G. VANDENBERG. New York: Academic Press. Pp. 1–37.
- KARNOVSKY, M. J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 27, 137a–138a.
- KAYANJA, F. I. B.; SCHLIEMANN, H. (1981): Sebaceous glands of the anal sacs of *Genetta tigrina* (Schreber, 1778). *Z. Säugetierkunde* 46, 26–35.
- KLEINIG, H.; SITTE, P. (1986): *Zellbiologie*. Ein Lehrbuch. 2. Aufl. Stuttgart, New York: Fischer.
- KODERA, S.; SUZUKI, Y.; SUGIMURA, M. (1982): Postnatal Development and Histology of the Infraorbital Glands in the Japanese Serow, *Capricornis crispus*. *Jpn. J. Vet. Sci.* 44, 839–843.
- KRÖLLING, O. (1927): Entwicklung, Bau und biologische Bedeutung der Analbeuteldrüsen bei der Hauskatze. *Z. Anat. Entw. gesch.* 82, 22–69.
- KRUSKA, D. (1988): Marderartige. In: *Grzimeks Enzyklopädie – Säugetiere*. München: Kindler. Bd. 3, 388–446.
- LILLIE, R. D.; FULLMER, H. M. (1976): *Histopathologic Technic and Practical Histochemistry*. New York: McGraw-Hill.
- LUDERSCHMIDT, C. (1985): Hormonelle Kontrolle der Talgdrüsenfunktion. *Med. Klin.* 80, 628–633.
- MARTIN, W. D.; FLETCHER, T. F.; BRADLEY, W. E. (1974): Perianal musculature in the cat. *Anat. Rec.* 180, 3–14.
- MYKYTOWYCZ, R. (1970): The role of skin glands in mammalian communication. In: *Advances in Chemoreception*. Vol. 1: Communication by Chemical Signals. Ed. by J. W. JOHNSTON; D. G. MOULTON; A. TURK. New York: Appleton-Century-Crofts. Pp. 327–360.
- MYKYTOWYCZ, R. (1972): The behavioural role of the mammalian skin glands. *Naturwissenschaften* 59, 133–139.
- NIIZUMA, K. (1981): An electron microscopic study of lipid droplets in the normal human sebaceous gland. *J. Dermatol.* 8, 391–400.
- STARCK, D.; PODUSCHKA, W. (1982): Über die Ventraldrüse von *Solenodon paradoxus* Brandt, 1833 (Mammalia: Insectivora). *Z. Säugetierkunde* 47, 1–12.
- STRAUSS, F. (1986): Der weibliche Sexualzyklus. In: *Handbuch der Zoologie*. Bd. 8: Mammalia, Teilband 55. Hrsg. von J. NIETHAMMER; H. SCHLIEMANN; D. STARCK. Berlin, New York: De Gruyter.
- STUBBE, M. (1970): Zur Evolution der analen Markierungsorgane bei Musteliden. *Biol. Zbl.* 89, 213–223.
- VENABLE, J. H.; COGGESHALL, R. (1965): A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 25, 407–408.
- ZAAAR, K.; GORGAS, K. (1985): Peroxisome – endoplasmatic reticulum aggregates in duck uropygial gland. *Europ. J. Cell. Biol.* 38, 322–327.

Anschrift der Verfasser: Dr. M. F. FLACHSBARTH und Prof. Dr. R. SCHWARZ, Anatomisches Institut, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bischofsholer Damm 15, W-3000 Hannover 1, FRG